

塔里木河中游不同林龄胡杨活立木空心树特征

程 谦^{1,2}, 塔依尔江·艾山^{1,2}, 玉米提·哈力克^{1,2}, 王新英^{3,4}

(1. 新疆大学生态与环境学院, 新疆 乌鲁木齐 830046; 2. 绿洲生态教育部重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830046; 3. 新疆林业科学院造林治沙研究所, 新疆 乌鲁木齐 830046; 4. 新疆塔里木河胡杨林生态系统国家定位观测研究站, 新疆 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 胡杨作为干旱区生态环境变化的指示物种, 对于维持区域脆弱生态系统稳定性起着不可替代的作用。本文以塔里木河中游胡杨林生态系统定位观测研究站样地中不同林龄胡杨活立木为研究对象, 探讨不同林龄胡杨活立木空心率、空心与未空心构型差异及其活立木空心树构型性状的变化规律。结果表明: 研究区胡杨活立木空心率为16.96%, 约78株·hm⁻², 空心率随林龄的增加而递增, 其中成熟木空心发生率是未成熟木的4.3倍。胡杨活立木空心程度与胸径、树高、冠幅、溃疡面积呈显著正相关($P < 0.05$), 与高径比呈显著负相关, 与疏失度和冠长率相关性不显著, 空心现象并未造成长势上的明显劣势。随林龄增加, 胡杨活立木空心树构型性状表现出资源保守型的适应特征, 其空心化很可能是胡杨对极端干旱环境的适应策略。

关键词: 塔里木河; 不同林龄; 胡杨; 空心树; 构型

空心树(Hollow-bearing trees 或 Cavity trees)是树木栓塞和空心化的最终体现和结果^[1], 不仅为树栖哺乳类动物、昆虫及鸟类提供栖息、筑巢和掩蔽繁殖的理想场所^[2-3], 还为微生物、细菌、真菌提供生长和繁殖环境, 是增加栖息地异质性和生物多样性的关键结构^[2-4]。目前, 国外相关学者对温带森林树木空心现象成因、树洞丰富度和分配格局以及空心树与生物多样性保护等方面进行了相关研究^[3-6], 而我国对空心树的研究尚属起步探索阶段, 相关报道较少, 仅在额济纳天然胡杨林、塔里木河上游与下游胡杨林以及云南哀牢山常绿阔叶林、西双版纳热带森林有空心树调查研究^[7-10]。

胡杨属于中生植物, 古老而珍贵, 是世界最急需优先保护的林木基因资源之一^[9], 具有抗旱、耐碱、耐旱特征, 是新疆塔里木河流域荒漠河岸林主要的建群种和优势种^[11]。目前, 关于胡杨逆境适应策略的相关研究主要聚焦于根系与叶片适应^[12-13]、水盐胁迫^[14-15]、克隆繁殖方式^[16]等方面, 而关于不同林龄胡杨活立木空心树的构型研究鲜少报道。胡

杨活立木的构型性状特征是其与环境相互作用适应的最终表征, 构型性状的变异可反映胡杨在不同生境条件的响应策略^[17]。塔里木河中游天然胡杨林具备单层结构、同林龄特点^[18], 而林龄特征体现胡杨发育状况及对营养物质的吸收与利用能力^[19], 但未见针对塔里木河中游不同林龄胡杨活立木空心树的研究。胡杨活立木树干空心一般被认为是衰老表征, 然而在野外实际调查发现青壮年胡杨活立木树干也存在空心化现象^[8-10]。对于生长在频繁发生沙尘暴的极端干旱生境下的胡杨活立木来说, 暴露在风中的空心树体极易发生折断、倒伏的生存隐患。基于此, 本研究以塔里木河中游不同林龄胡杨活立木为研究对象, 探究胡杨空心率和构型特征在不同林龄间的变化规律及不同林龄胡杨活立木空心树构型特征的相关性, 补充完善塔里木河中游胡杨活立木空心树特征研究, 为干旱区荒漠河岸林生态系统的维系提供科学参考, 同时也能为塔里木河流域胡杨河岸林自然资源保育与管理提供数据支撑和理论指导。

收稿日期: 2022-07-25; 修订日期: 2022-09-26;

基金项目: 国家自然科学基金项目(32160367, 31700386)

作者简介: 程谦(1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学方面的研究. E-mail: chengqian20190316@163.com

通讯作者: 塔依尔江·艾山. E-mail: tayirjan@xju.edu.cn

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于塔里木河中游轮台县轮南镇(84°15'E、41°09'N)国家级胡杨林自然保护区内,海拔917 m,属于典型的暖温带极端干旱沙漠性气候,四季分明,冬季寒冷,年日照时数为2442~2925 h,年平均气温为10.9℃,极端最低气温为-25.5℃,年平均日较差为14.6℃,≥10℃积温4125.3℃,无霜期($T \geq 10^\circ\text{C}$)180~224 d。平均历年降水量17.4~42.8 mm,年平均蒸发量为2024 mm,春夏交际多以北风为主导的大风天气。该镇胡杨林自然保护区是国内面积最大和较少受人类破坏的原始森林。胡杨群落结构单一、物种多样性低。土壤以荒漠土、盐碱土和风沙土为主。植物组成以杨柳科、柽柳科、豆科、菊科、禾本科为主,主要的乔木有胡杨(*Populus euphratica*)、灰叶胡杨(*Populus prunison*)等,灌木有多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)等,草本主要有芦苇(*Phragmites communis*)、胀果甘草(*Glycyrrhiza inflata*)、花花柴(*Karelinia caspica*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)等。

1.2 样地选择

本研究区域依托国家林业和草原局塔里木河流域胡杨生态系统定位观测研究站样地。该固定样地建立于2013年9月,设置标准以国家林业局《森林资源规划设计调查主要技术规定》(2003)对龄组划分规定所置,通过对塔里木河流域胡杨林自然保护区的野外踏查,选取群落特征相近、立地条件基本一致的不同林龄的天然胡杨林设置标准样地。胡杨龄组的划分借鉴王世绩等^[18]研究成果,分别设置幼龄林、中龄林、近熟林、成熟林和过熟林等5个标准样地龄组。本研究于2021年6月在中龄林、近熟林、成熟林、过熟林的标准样地内各随机设置3个10 m×10 m样方,开展胡杨活立木调查研究(图1)。由于研究区胡杨幼龄林样地中未发现空心活立木,因此本研究不考虑幼龄林。

1.3 研究方法

1.3.1 龄木划分 胡杨是极度濒危物种,且生长周期长,利用树木年轮精确测定胡杨个体的年龄较为困难。树木种群龄级和径级有所不同,但在同一环境下,同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具

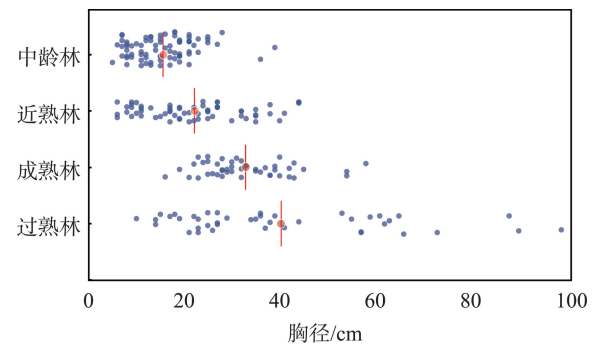


图1 研究区不同林龄胡杨胸径分布

Fig. 1 Distribution of diameter at breast height of *Populus euphratica* at different ages in the study area

有一致性^[9]。因此,借鉴前人对胡杨个体的大小结构分析研究方法,用胡杨活立木胸径大小作为度量年龄大小的指标。对于胡杨种群大小结构立木级的划分标准,许多学者提出了不同的标准^[7-10],本研究根据胡杨生活史特点,参考王世绩等^[18]对胡杨不同龄木划分设定,依据胸径(DBH)大小,将胡杨活立木划分为5个大小级:幼龄木($\text{DBH} < 9\text{ cm}$)、中龄木($9\text{ cm} < \text{DBH} \leq 17\text{ cm}$)、近熟木($17\text{ cm} < \text{DBH} \leq 25\text{ cm}$)、成熟木($25\text{ cm} < \text{DBH} \leq 41\text{ cm}$)、过熟木($41\text{ cm} > \text{DBH}$)。

1.3.2 测定方法 对样方内所有胸径(DBH) $\geq 5\text{ cm}$ 的胡杨活立木采用每木检尺的方法,测量记录胸径、树高、冠幅、枝下高、树冠疏失度等构型性状数据;空心树的形成是树体腐朽的最终结果^[20],因此观察并记录胡杨活立木树洞和溃疡的位置、数量、尺寸等外部腐朽特征指标;调查期间,对胡杨树干有明显且具有代表性的腐朽特征用相机拍照记录保存,以备后续分析。在样地内采用上述方法,共计调查230株胡杨活立木的构型性状。

1.3.3 测定构型指标

(1) 胡杨空心率=胡杨活立木空心株数/胡杨活立木调查总数 $\times 100\%$;(2) 树洞:参照Harper等^[3]和杨廉雁^[21]的树洞测量方法,本研究空心树定义为树干或树枝至少有一个树洞且洞口垂直和水平宽度均 $\geq 5\text{ cm}$ 树洞的胡杨活立木为空心树;(3) 树洞高度(Tree hole height/THH):树洞与地面的距离;(4) 树洞面积(Tree hole area/THA):将其看似圆,测量其洞口直径进行换算;(5) 溃疡高度(Ulcer height/UH):溃疡与地面的距离;(6) 溃疡面积(Ulcer area/UA):测量方法与树洞面积一致;溃疡是树木腐朽表征体现,其具体特征测定参照王玉婷等^[22]对红松腐朽调

查方法;(7) 胸径(Diameter at breast height/DBH):采用精度 <0.1 cm 的胸径尺测定;(8) 树高(Tree height/TH):利用布鲁莱斯测高器测定;(9) 冠幅(Crown width/CW):采用皮尺对胡杨样木东西和南北树冠测量,取平均值为冠幅;(10) 树冠疏失度(Tree crown loss ratio/TCR):测量方法参照 Aishan 等^[23]对塔里木河下游胡杨长势调查方法,表示胡杨树冠叶片数量整体占比,可说明树冠的长势形态;(11) 高径比(Height-diameter ratio/HDR):指胡杨树高与胸径的比值,高径比=树高/胸径;(12) 冠长(Crown length/CL):为树冠整体长度,冠长=树高-枝下高;(13) 冠长率(Crown length ratio/CLR):冠长与树高二者之比,即冠长率=冠长/树高×100%。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2019、SPSS 25.0 软件对所得数据进行数据处理、统计分析。用 Duncan's 法多重比较、独立样本差异显著性检验(two sample t-test)检查不同林龄胡杨构型指标性状差异,Pearson 法进行空心树构型指标之间的相关性分析,运用主成分分析法(PCA)综合分析胡杨活立木空心树构型性状。利用 OriginPro 2022 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同林龄胡杨基本特征

由表 1 可知,共调查 DBH≥5 cm 的胡杨活立木

230 株,其中 39 株空心树(16.96%),191 株未空心树(83.04%),144 株存在溃疡表征,溃疡发生率 62.61%。胡杨林活立木空心率随着胡杨林龄的增加而增加,其中中龄林空心率最低,仅为 6.33%;近熟林空心率与中龄林接近,为 7.84%;成熟林空心率为中龄林的 2.46 倍,达 15.56%;过熟林空心率最高,达 52.38%。各龄林中胡杨活立木溃疡发生率远高于空心率,从中龄林到过熟林依次为:46.83%、54.69%、75.56%、90.48%。胡杨种群的个体密度有很大的波动,林分密度随着龄级增加而显著降低,充分体现出胡杨生长过程中的自疏效应;从中龄林到成熟林,平均胸径和最大胸径值随龄级增加而显著增加,而成熟林到过熟林,平均胸径差异不显著,但胸径最大值却相差 41 cm。中龄林、近熟林、过熟林的平均树高范围在 8.2~9.0 m,成熟林最高达 11.5 m,树高最大值在成熟林为 19 m。各龄组平均冠幅变化趋势和平均树高变化趋势一致。

2.2 不同林龄空心树与未空心树的构型特征

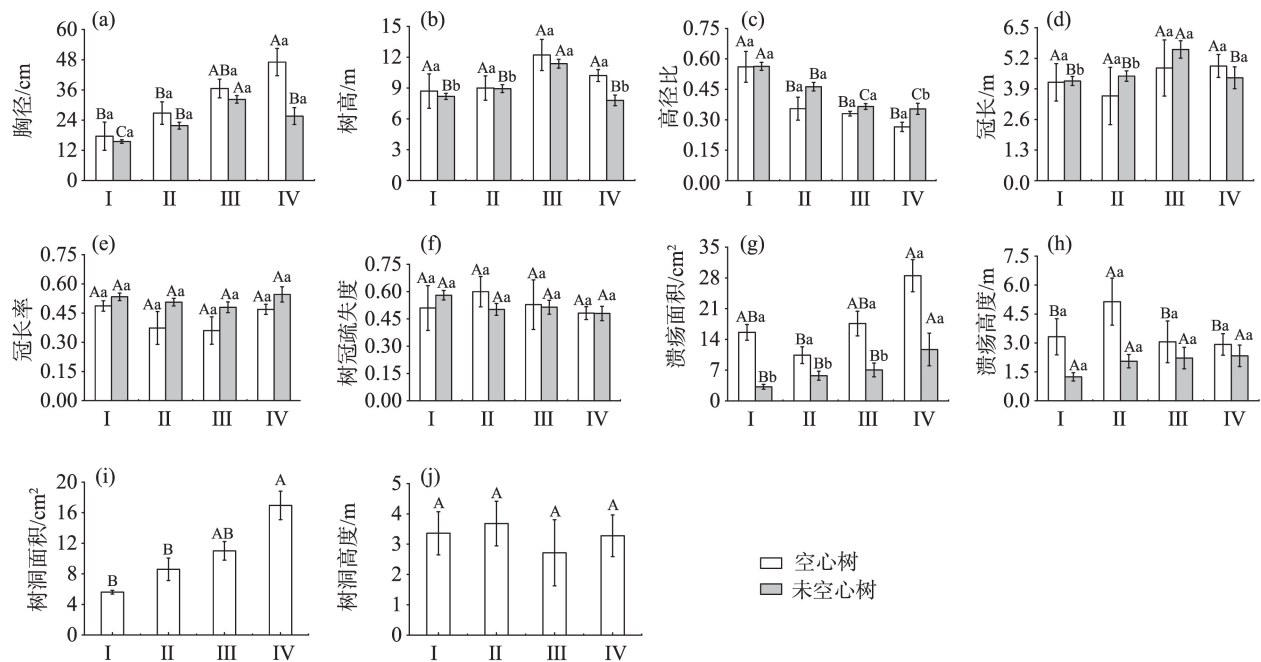
将所调查胡杨活立木按出现空心与否,分为空心树和未空心树两组(图 2),对其构型特征在各龄组中的差异性进行方差分析,探讨树干发生空心是否影响胡杨活立木长势构型特征。结果表明,在各林龄中空心树的胸径、高径比、溃疡面积、溃疡高度及树洞面积在部分林龄中呈显著性差异($P<0.05$) (图 2a,图 2c,图 2g,图 2h,图 2i),其他指标则未达显

表 1 不同林龄林分基本特征
Tab. 1 Basic characteristics of stands with different ages

林分特征		龄组				总计
		中龄林	近熟林	成熟林	过熟林	
调查株数	总数	79	64	45	42	230
	空心树	5	5	7	22	39
	溃疡树	37	35	34	38	144
	占比/%	6.33	7.84	15.56	52.38	16.96
	溃疡占比/%	46.83	54.69	75.56	90.48	62.61
胸径/cm	M±SD	15.63±6.59c	22.19±10.56b	32.91±9.26a	36.83±23.49a	26.89±12.48
	最大值	39	44	58	99	99
树高/m	M±SD	8.22±2.63b	8.95±2.94b	11.50±2.88b	9.06±2.79a	26.89±2.81
	最大值	13	18	19	17.5	19
冠幅/m	M±SD	2.20±0.84c	3.36±1.81b	5.17±2.14a	4.75±1.74a	3.87±1.63
	最大值	5.75	10.50	11.70	9.45	11.70
林分密度/(株·hm ⁻²)		712±14	382±18	152±15	48±5	339.25±13

注:M±SD 为平均值±标准差,不同的小写字母表示各行存在显著性差异($P<0.05$)。

chinaXiv:202303.00131v1



注:不同大写字母表示空心树和未空心树在调查龄组之间存在显著性差异,小写字母表示指标间各龄组中空心树与未空心树存在显著性差异($P < 0.05$)。I:中龄林;II:近熟林;III:成熟林;IV:过熟林。下同。

图2 不同林龄空心树与未空心树的构型特征

Fig. 2 Architectural characteristics of hollow and non-hollow trees at different stand ages

著性差异。未空心树的胸径、树高、高径比、冠长、溃疡面积在部分龄组中呈显著性差异($P < 0.05$)(图2a,图2b,图2c,图2d,图2g)。其中均呈显著性差异的指标有:胸径、高径比、溃疡面积,说明这3个指标在各龄组内胡杨树树干发生空心与否具有重要的指示作用。

树干发生空心与未发生空心相比,胡杨活立木空心树平均胸径均比未空心树大,而高径比相反,但胸径和高径比仅在过熟林中呈显著性差异($P < 0.05$)(图2a,图2c)。胸径大小可反映胡杨年龄特征^[17],高径比能够较好的反映胡杨生境条件^[24],可见未空心树生境条件略优于空心树,随着生境条件的恶化,年龄较大的胡杨活立木较易发生空心。各龄组中空心树的溃疡面积和溃疡高度均大于未空心树,但溃疡面积仅在过熟林空心树和未空心树未呈显著性差异($P < 0.05$)(图2g),溃疡高度仅空心树在近熟林中呈显著性差异($P < 0.05$)(图2h),说明胡杨活立木年龄越小越易感染溃疡,活立木空心与溃疡感染程度关系密切。虽然同一林龄未空心树较空心树的冠长、冠长率、疏失度等方面具有轻微的优势,但均未达到显著水平(图2d,图2e,图2f)。树高则除了成熟林以外其他龄组均呈显著性差异($P <$

0.05)(图2b),未空心树的树高低于空心树。由此可见,树干发生空心对胡杨长势未产生显著影响,且较未空心胡杨整体长势具有一定优势。

2.3 不同龄木空心树在不同林龄中的空心率特征

将调查样地内所有胡杨活立木空心树胸径分为4组龄木,分析各龄木胡杨空心率变化趋势。由图3可知,中龄木空心树仅在中龄林和过熟林存在,且过熟林的中龄木空心率是中龄林的2倍(图3a)。近熟木空心率随林龄的增加,呈现先增加再降低再增加的趋势,过熟林中近熟木空心率是近熟林的3倍、成熟林的4.5倍(图3b)。成熟木空心率随林龄的增加呈现先降低再逐步升高的趋势,近熟林中成熟木空心率最低,为5.56%,过熟林中成熟木空心率最高,分别是成熟林的3.7倍、近熟林的9.8倍、中龄林的2倍(图3c)。过熟木空心率随龄组的增加而增加,其中近熟林和成熟林中空心率均为25%,过熟林中空心率最高,达到66.67%(图3d)。胡杨各龄木的空心率随林龄的增加而增加,且龄木胸径的增加其空心率也随之增加(图3e),过熟木空心率最高,达到48.2%,是中龄木的7.6倍、近熟木的3.4倍、成熟木的2.4倍。胡杨未成熟木($DBH \leq 25$ cm)空心率为20.4%,成熟木($DBH \geq 25$ cm)空心率为68.1%,表

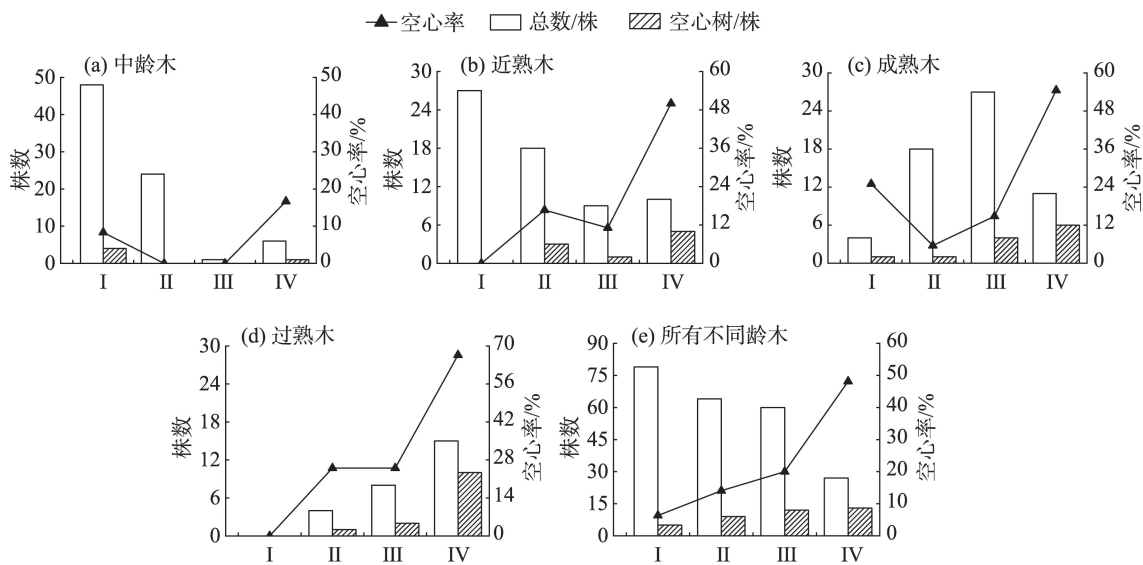


图3 不同龄木空心率与林龄之间的关系

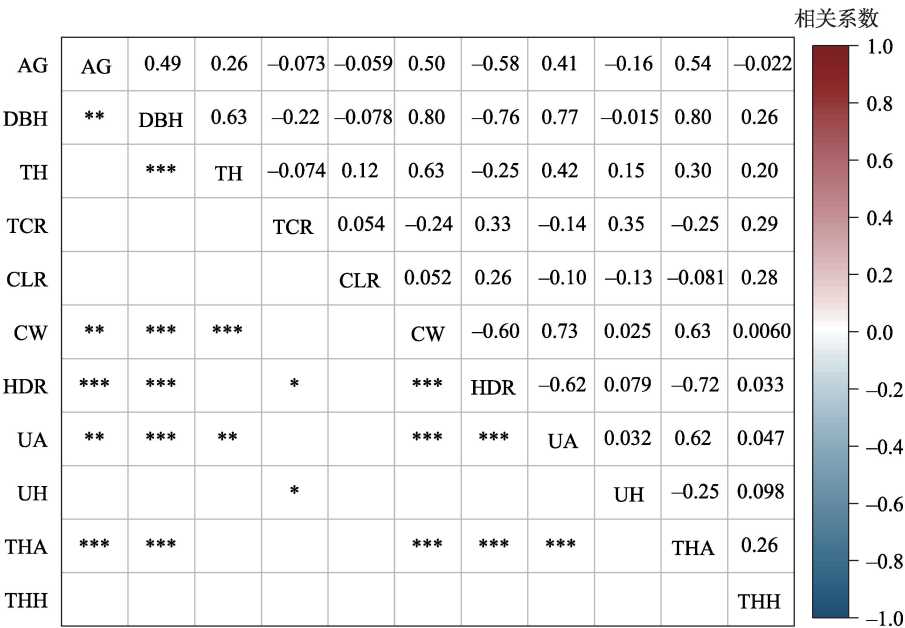
Fig. 3 The relationship between the hollowness rate of different aged trees and forest age

明胡杨活立木空心的发生与其发育阶段及生境条件关系紧密。

2.4 空心树构型特征指标间的相关性分析

从图4可以看出,龄组与胡杨活立木空心树胸径、冠幅、溃疡面积呈极显著正相关($P<0.01$),与树洞面积呈极显著正相关($P<0.001$),与高径比呈极显著负相关($P<0.001$)。胸径与树高、冠幅、溃疡面积、树洞面积呈极显著正相关($P<0.001$),与高径比呈极

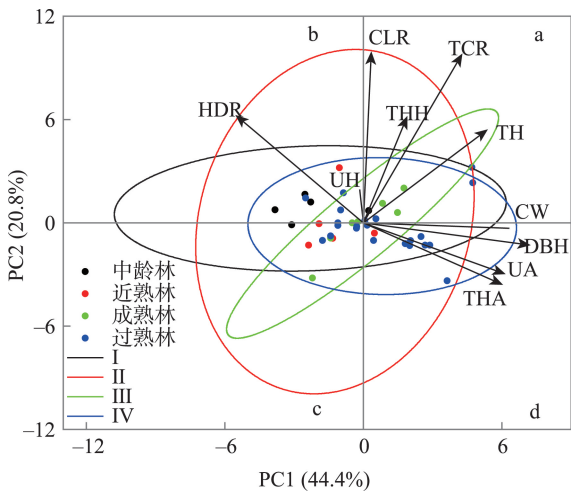
显著负相关($P<0.001$)。树高与冠幅呈极显著正相关($P<0.001$),与溃疡面积呈显著正相关($P<0.01$)。树冠疏失度与高径比、溃疡高度呈显著正相关($P<0.05$)。冠幅与溃疡面积和树洞面积呈极显著正相关($P<0.001$),与高径比呈极显著负相关($P<0.001$)。高径比与溃疡面积和树洞面积呈极显著负相关($P<0.001$)。溃疡面积与树洞面积呈极显著正相关($P<0.001$)。综上所述,不同林龄胡杨空心树构型性状



注:***表示 $P<0.001$ 水平上显著,**表示 $P<0.01$ 水平上显著,*表示 $P<0.05$ 水平上显著。AG表示龄组;DBH表示胸径;TH表示树高;TCR表示疏失度;CLR表示冠长率;CW表示冠幅;HDR表示高径比;UA表示溃疡面积;UH表示溃疡高度;THH表示树洞高度;THA表示树洞面积。下同。

图4 空心树构型特征指标间的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis of configuration characteristics of hollow trees



注: I: 中龄林的95%置信度椭圆; II: 近熟林的95%置信度椭圆;
III: 成熟林的95%置信度椭圆; IV: 过熟林的95%置信度椭圆。

图5 不同龄林空心树表征指标的主成分分析
Fig. 5 Principal component analysis of hollow tree indexes
of different ages

间存在相关性。

2.5 空心树构型特征的主成分分析

由图5可以看出, PC1轴和PC2轴分别解释了空心树构型性状变异的44.4%和20.8%,两者方差的累计贡献率可达65.2%,在一定程度上反映了空心树构型性状之间的关系。空心树生长特征主要与PC1轴相关,包括胸径、冠幅、溃疡面积、树洞面积、高径比;其他长势特征包括冠长率、树洞高度、溃疡高度和疏失度主要与PC2轴相关。在聚类分析中,各林龄空心树特征具有明显差异。中龄林空心树横轴跨幅最大,主要分布在b区域,高径比影响作用最大;近熟林空心树纵轴跨幅最大,主要分布在b、c区域,高径比和冠长率影响作用较大;成熟林空心树分布趋向于a、c区域发展,过熟林空心树整体跨幅较小,主要分布在a、b区域,趋于稳定状态。综上所述,胡杨空心树构型特征在不同林龄中存在一定差异,沿着中龄林-近熟林-成熟林-过熟林,体现了胡杨在林龄条件变化下通过调节自身生长策略适应外界生长环境的演变。

3 讨论

3.1 空心树的分布特征

本研究结果表明,各林龄胡杨林活立木空心率随着林龄的增加而增加,各龄木胡杨活立木空心率随胸径(年龄)的增加而增加,这与Zheng等^[7]对袁牢

山中山湿性常绿阔叶林的空心树调查结果相近,与周洪华等^[10]在塔里木河上游胡杨空心树调查结果一致,但本研究区不同林龄胡杨活立木空心率均低于塔里木河上游各林龄胡杨林空心率的调查结果。虽然塔里木河上游和中游地区的水分条件良好,其生境相对适合于胡杨种群增长,但周洪华等^[10]的研究区选址为上游肖家克荒漠林区,与本研究样地相比生境稍差,这可能是导致两者研究结果产生差异的主要原因。热依拉·木民等^[8]在塔里木河下游调查研究发现,胡杨林随着河道距离的增加,空心率从26.2%增加到100%,其空心树密度为159株·hm⁻²,是本研究区结果的2倍。塔里木河下游相对于上、中游流域,自然条件较为恶劣,河道经常断流,地下水位较低,长期水分胁迫使胡杨种群表现为老龄化和衰退型^[11],呈现较高的空心现象。由此可见,胡杨的生境质量是驱动其空心化的重要因素。

在所调查胡杨活立木空心树中,各龄木空心率随林龄的增加而增加,成熟木(DBH≥25.5 cm)空心率为88.1%,是未成熟木(DBH≤25.5 cm)的4.3倍。各龄木空心发生率在中龄林最低,近熟林和成熟林中较相近。本研究区内各林龄空心树的平均胸径比未空心树稍大。成熟木与未成熟木均在过熟林中空心发生率最高,其中过熟木空心率是成熟木的1.2倍,近熟木空心率约是中龄木的2.8倍,表明胡杨活立木空心的发生不仅与自身胸径(年龄)关系紧密,还与胡杨群落发育阶段有关。胡杨树洞面积能够表示空心程度,活立木空心程度与胸径(年龄)、溃疡面积、冠幅呈显著正相关($P<0.05$),因此可认为胡杨活立木随着年龄增大,树干表面溃疡面积增加,空心化程度加剧,而树冠继续增长。由此可见,研究区胡杨活立木树干发生空心并且空心化程度加深对其本身长势并不会造成太大影响,这与郝兴明等^[9]对额济纳胡杨林的研究结果一致。造成这种结果的原因是胡杨随着年龄增长,边材密度和韧度增强,心材内部虽然分解形成空心,但起着输送水分和养分作用的木质部和韧皮部的重要结构并未受影响,其生长与生理代谢依然可以正常进行^[20]。并且有学者研究证实树洞是部分生物活动的主要区域^[25],在胡杨活立木树洞中,含有养分的沉积物被微生物分解并从洞中渗出,流出的

高密度养分使树基呈现出独特的微环境促使真菌生长^[25-26],使得树基土壤肥沃,提高了其在恶劣环境下的适应性。胡杨活立木由于长期的风沙侵扰以及生境恶化造成其树干和树枝损伤,溃疡类病原真菌和木腐真菌进入树干内部分解逐渐形成溃疡和树洞^[20],故胸径越大的胡杨,其空心发生率和溃疡感染率就越大。对于树干溃疡感染是否为胡杨活立木空心树形成的主要原因,有待后续进一步研究。

3.2 空心树的适应策略

在极端环境下,植物构型性状的变异是为了减弱环境对自身的不利影响,形态、生理和行为等方面表现出的适应表征反映出植物的最优“适应原则”^[27]。本研究胡杨活立木空心树构型参数主成分分析中,从中龄林到过熟林沿PC1轴水平向右(图5),表明不同林龄胡杨活立木对不同生境的响应策略具有一定差异。中龄林的胡杨活立木空心树高径比影响最大,其他构型特征变异相对较小,说明中龄林生境较佳,生长发育空间大,可促进胡杨快速生长。近熟林中空心树构型指标高径比、冠长率变异最大,冠长率是枝条存活概率的重要指标^[28],冠长率越大则枝条存活的可能性增大,反映了随着水分养分条件和碳获取能力的改善,胡杨对枝干的资源投入增加。在成熟林空心树中树高为主要变异指标,在各龄组中平均树高和冠长影响达到最大,而空心树的树冠疏失度在各林龄中最低(38.6%),可能由于株高较大时,在水分运输过程中,胡杨为了减小水分限制的影响,在树冠构型性状与水分运输能力之间权衡而形成补偿机制。过熟林空心树构型指标中胸径、冠幅、树洞面积和溃疡面积为主要变异指标,树高反而较成熟林有所降低,但冠长率和疏失度并未受到影响,也就是说树冠长势并没有因此继续减损,即光合器官也未继续受到影响,这与旱柳(*Salix matsudana*)受环境胁迫自我保护构造机制所采用的安全性经济权衡策略^[29]相似,即增大自身胸径和冠幅、降低株高与冠幅深度。过熟林生境资源恶化,胡杨为应对干旱胁迫,投资更多资源于根部,用于地下水的获取^[30]。说明胡杨面对生境恶化时,更趋向于采取资源保守型策略,这与Yukako等^[4]研究结果一致。

值得关注的是未成熟胡杨活立木(DBH≤25 cm)在近熟林和成熟林中空心发生率相近,而在过熟林中空心率骤升,且过熟林中的各龄木空心率高

于其他龄组。有研究发现,树木受到干旱胁迫时,木质部张力扩增,易形成栓塞,发生空心化现象^[31]。过熟林远离河道,胡杨极易受到干旱胁迫,增大了树干发生空心的概率。此外,胡杨活立木树干内部储水现象较为普遍,此现象符合树木茎水分释放曲线理论中第三阶段空穴化储水^[27],即主要来自栓塞的导管或管胞腔内的水分,胡杨胸径(年龄)越大空心树储水量越大,这有助于胡杨克隆幼株在母株水分生理整合“抚育”下定植、存治并保持更高的生存优势^[32]。因此本研究推测,胡杨活立木树干空心是其在极端干旱环境胁迫下所采用的一种适应策略,即胡杨放弃树干心材内部生长,将有限的资源用于必要的生存所需,是其应对干旱胁迫下水分亏缺造成的损伤而所做出有利于生存的生理调节。

4 结 论

通过对塔里木河中游不同林龄胡杨活立木空心树特征进行调查分析,得出以下结论:

(1) 研究区胡杨活立木空心率为16.96%,约78株·hm⁻²。从中龄林到过熟林空心率分别为:6.33%、7.84%、15.56%、52.38%,各龄组空心率随着林龄的增加呈现上升趋势。胡杨胸径(年龄)和生境条件是导致其空心发生的主要原因。

(2) 胡杨活立木空心化的发生并未对其长势造成明显影响。胡杨溃疡的发生使树干内部极易感染木腐真菌,而树洞的形成很可能是内部腐朽的结果,胡杨溃疡表征不容忽视。

(3) 随着林龄的增加,胡杨活立木空心树构型指标表现出由生长转向资源保守型的适应特征,本研究认为胡杨活立木空心现象是其对生境恶化所采取的生存策略。

参考文献(References):

- [1] 樊大勇,谢宗强. 木质部导管空穴化研究中的几个热点问题[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 126-132. [Fan Dayong, Xie Zongqiang. Several controversial viewpoints in studying the cavitation of xylem vessels[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(1): 126-132.]
- [2] Whitford K R. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees: Hollow sizes, tree attributes and ages [J]. Forest Ecology and Management, 2002, 160: 201-214.
- [3] Harper M J, Mccarthy M A, Ree R V D. The abundance of hollow-bearing trees in urban dry sclerophyll forest and the effect of

- wind on hollow development[J]. *Biological Conservation*, 2005, 122: 181–192.
- [4] Yukako M, Yoshiyuki K, Auldry C, et al. Association of growth and hollow stem development in *Shorea albida* trees in a tropical peat swamp forest in Sarawak, Malaysia[J]. *Trees*, 2018, 32: 1357–1364.
- [5] Mico´ E, García, Sa´nchez A, et al. What can physical biotic and chemical features of a tree hollow tell us about their associated diversity?[J]. *Insect Conservation*, 2015, 19: 141–153.
- [6] Wormington K R, Lamb D, McCallum H I, et al. The characteristics of six species of living hollow-bearing trees and their importance for arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 182: 75–92.
- [7] Zheng Z, Zhang S, Carol B, et al. Hollows in living trees develop slowly but considerably influence the estimate of forest biomass[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30: 830–838.
- [8] 热依拉·木民, 塔依尔江·艾山, 玉米提·哈力克. 塔里木河下游胡杨空心特征[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(6): 1933–1940. [Reyila Mumin, Tayierjiang Aishan, Umut Halik. Hollow-bearing characteristics of *Populus euphratica* in the lower reaches of Tarim River, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(6): 1933–1940.]
- [9] 郝兴明, 赵万羽, 陈忠升. 额济纳胡杨种群年龄结构与树干空心分布特征[J]. *干旱区地理*, 2011, 34(5): 794–799. [Hao Xingming, Zhao Wanyu, Chen Zhongsheng. Population age structure and cavity distribution characters of *Populus euphratica* in Ejina [J]. *Arid Land Geography*, 2011, 34(5): 794–799.]
- [10] 周洪华, 朱成刚, 方功焕. 塔里木河上游荒漠河岸胡杨林树洞型空心树发生过程与形成机制[J]. *生态学报*, 2021, 41(14): 5695–5702. [Zhou Honghua, Zhu Chenggang, Fang Gonghuan. Characteristics of hollow-bearing tree in *Populus euphratica* forest in the upper reaches of Tarim River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(14): 5695–5702.]
- [11] 吴俊侠, 张希明, 李利, 等. 塔里木河干流中游胡杨种群特征与动态分析[J]. *干旱区研究*, 2010, 27(2): 242–248. [Wu Junxia, Zhang Ximing, Li Li, et al. Characteristic and dynamic analysis of *Populus euphratica* populations at the middle reaches of the Tarim River[J]. *Arid Zone Research*, 2010, 27(2): 242–248.]
- [12] 王子康, 焦阿永, 凌红波, 等. 不同灌溉模式下胡杨断根处理根蘖繁殖特征[J]. *干旱区研究*, 2022, 39(4): 1133–1142. [Wang Zikang, Jiao Ayong, Ling Hongbo, et al. Characteristics of *Populus euphratica* root under various irrigation modes[J]. *Arid Zone Research*, 2022, 39(4): 1133–1142.]
- [13] 王新英, 史军辉, 刘茂秀, 等. 洪水漫溢对塔里木河中游天然胡杨树叶渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响[J]. *干旱区研究*, 2020, 37(6): 1544–1551. [Wang Xinying, Shi Junhui, Liu Maoxiu, et al. Effects of flood overtopping on leaf osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities of natural *Populus euphratica* forest in the middle reaches of the Tarim River[J]. *Arid Zone Research*, 2020, 37(6): 1544–1551.]
- [14] 赵春彦, 秦洁, 贺晓慧, 等. 荒漠河岸林胡杨对盐胁迫的适应机制[J]. *干旱区资源与环境*, 2022, 36(7): 166–172. [Zhao Chunyan, Qin Jie, He Xiaohui, et al. Mechanisms underlying adaption of *Populus euphratica* to salt stress in desert riparian forests[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2022, 36(7): 166–172.]
- [15] 齐容谦, 莎仁图雅, 李钢铁, 等. 干旱胁迫对小胡杨2号幼苗光合及生理特征的影响[J]. *干旱区研究*, 2020, 37(6): 1552–1561. [Qi Ronglian, Sha Rentuya, Li Gangtie, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and physiological characteristics of *Populus simonii*×*P. euphratica* ‘Xiaohuyang 2’ [J]. *Arid Zone Research*, 2020, 37(6): 1552–1561.]
- [16] 郑亚琼, 张肖, 梁继业, 等. 濒危物种胡杨和灰叶胡杨的克隆生长特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(5): 1331–1341. [Zheng Yaqiong, Zhang Xiao, Liang Jiye, et al. Clonal growth characteristics of the endangered species *Populus euphratica* Oliv. and *Populus pruinosa* schrenk[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(5): 1331–1341.]
- [17] Poorter L, Bongers L, Bongers F. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups[J]. *Ecology*, 2006, 87: 1289–1301.
- [18] 王世绩, 陈炳浩, 李护群. 胡杨林[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1995: 57–59. [Wang Shiji, Chen Binghao, Li Huqun. *Populus euphratica* Forest[M]. Beijing: China Environmental Science Press, 1995: 57–59.]
- [19] 史军辉, 王新英, 刘茂秀, 等. 不同林龄胡杨林叶片与土壤的化学计量特征[J]. *干旱区研究*, 2017, 34(4): 815–822. [Shi Junhui, Wang Xinying, Liu Maoxiu, et al. Stoichiometric characteristics of leaves of *Populus euphratica* with different stand ages and soil[J]. *Arid Zone Research*, 2017, 34(4): 815–822.]
- [20] 贺伟. 森林病理学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2017: 278–282. [He Wei. *Forest Pathology*[M]. Beijing: China Forestry Press, 2017: 278–282.]
- [21] 杨廉雁. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林树木功能特征与空心树形成的关系研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2010. [Yang Li-anyan. Study on the Relationship between Tree Functional Traits and Formation of Hollow-Bearing Tree in Middle Mountain Moist Evergreen Broad-leaved Forest of Ailao Mountains[D]. Beijing: Graduate School of Chinese Academy of Sciences, 2010.]
- [22] 王玉婷, 徐华东, 王立海, 等. 小兴安岭天然林红松活立木腐朽率的调查研究[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(8): 97–104. [Wang Yuting, Xu Huadong, Wang Lihai, et al. Field investigation of decay rate of Korean pine standing trees in natural forests in Lesser Xing’an Mountains[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(8): 97–104.]
- [23] Aishan T, Halik U, Kurban A, et al. Eco-morphological response of floodplain forests (*Populus euphratica* Oliv.) to water diversion in the lower Tarim River, northwest China[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2015, 73(2): 533–545.
- [24] 林家煌, 黄铁成, 来风兵, 等. 塔里木河中游胡杨高径系数及其

- 对生境的指示意义[J]. 生态学报, 2017, 37(10): 3355–3364. [Lin Jiahuang, Huang Tiecheng, Lai Fengbing, et al. The height-diameter coefficient of *Populus euphratica* and its indicative significance to the habitat in the middle reaches of the Tarim River[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(10): 3355–3364.]
- [25] Javier Q, Eatefani'a M, Aan P M, et al. Influence of tree hollow characteristics on the diversity of saproxylic insect guilds in Iberian Mediterranean woodlands[J]. Journal of Insect Conservation, 2014, 18: 981–992.
- [26] Shinichi T, Takayuki O, Wakana A, et al. Tree hollows can affect epiphyte species composition[J]. Ecological Research, 2017, 32: 503–509.
- [27] Pratt R B, Jacobsen A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40: 897–913.
- [28] 王烁, 董利虎, 李凤日. 人工长白落叶松枝条存活模型[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(1): 57–66. [Wang Shuo, Dong Lihu, Li Fengri. Branch survival models of planted *Larix olgensis* tree[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(1): 57–66.]
- [29] 陈静, 赵成章, 王继伟, 等. 不同密度旱柳的树冠构型与光截获[J]. 植物生态学报, 2017, 41(6): 661–669. [Chen Jing, Zhao Chengzhang, Wang Jiwei, et al. Canopy structure and radiation interception of *Salix matsudana*: Stand density dependent relationships[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(6): 661–669.]
- [30] 陈亚宁, 李卫红, 陈亚鹏, 等. 荒漠河岸林建群植物的水分利用过程分析[J]. 干旱区研究, 2018, 35(1): 130–136. [Chen Yaning, Li Weihong, Chen Yapeng, et al. Water use process of constructive plants in desert riparian forest[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(1): 130–136.]
- [31] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 植物生态学报, 2021, 45(9): 925–941. [Luo Dandan, Wang Chuankuan, Jin Ying. Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(9): 925–941.]
- [32] 朱成刚, 李卫红, 马建新, 等. 极端干旱生境下胡杨克隆水分整合特征及其生态意义[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 344–353. [Zhu Chenggang, Li Weihong, Ma Jianxin, et al. Clonal water integration characteristics and ecological significance of *Populus euphratica* Oliv. in hyper-arid habitats[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(3): 344–353.]

Hollow tree characteristics of different aged *Populus euphratica* forests in the middle reaches of the Tarim River

CHENG Qian^{1,2}, Tayierjiang AISHAN^{1,2}, Umut HALIK^{1,2}, WANG Xinying^{3,4}

(1. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, Xinjiang, China; 2. Ministry of Education Key Laboratory of Oasis Ecology, Urumqi 830046, Xinjiang, China; 3. Institute of Afforestation and Desertification Control, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830046, Xinjiang, China; 4. Xinjiang Tarim Populus euphratica Riparian Forest Ecosystem Research Station, Urumqi 830046, Xinjiang, China)

Abstract: *Populus euphratica* Oliv. is an indicator species of eco-environmental changes in arid areas and it plays an irreplaceable role in maintaining the stability of a regional fragile ecosystem. At present, relevant research on the hollow tree of *P. euphratica* is still lacking. In this paper, we investigated the hollow ratio, architecture trait differences in living trees with hollow and without hollow, and its variation among the different aged forests in the Tarim River National Positioning Observation Station of *P. euphratica* Forest Ecosystem. The results showed that the hollow ratio of *P. euphratica* living standing trees in the study area was 17% (about 78 trees \cdot hm⁻²) and the hollow rate increased with the increasing forest age. The hollow rate was related to maturity as the hollow occurrence rate of mature trees was 4.3 times higher than that of immature trees. The degree of hollowing of living trees was significantly positively correlated with the diameter at breast height, tree height, crown width, and ulcer area ($P < 0.05$), while it negatively correlated with height-to-diameter ratio. No significant correlation of the degree of hollowing was observed with the crown loss and crown length. The hollow phenomenon did not cause an obvious disadvantage in tree growth. The architectural traits of the living standing trees of *P. euphratica* showed resource-conserving adaptation characteristics with the increase in standing age. and their hollowing was likely to be the adaptation strategy of *P. euphratica* to the extremely arid environment.

Keywords: Tarim River; different stand ages; *Populus euphratica*; hollow tree; architecture traits